Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 259-282.

Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Piper* L. *(Piperaceæ)* et les genres affines

P. Blanc & K. Andraos

Résumé : Les *Piper* sont caractérisés par une dynamique de croissance de base très homogène : la tige principale est monopodiale et les tiges latérales sont édifiées par un enchaînement linéaire d'articles monophylles à une cataphylle, une feuille assimilatrice et une inflorescence terminale. Il est montré que des variations importantes dans le port (prostré, dressé, lianescent ou traçant) la physionomie, le type d'habitat et les modalités d'occupation de l'espace, sont dues à des différences minimes dans la dynamique de croissance ; ces différences concernent essentiellement la tige principale monopodiale dont la croissance est plus ou moins prolongée.

Summary : The growth habits are very uniform in the genus *Piper* : the main stem is monopodial and the lateral stems are sympodial, the last ones are built by a linear succession of monophyllous modules which produce one cataphyll, one foliage leaf and one terminal inflorescence. It is shown that important variations concerning the habit (prostrate, erect, climbing or running), the physionomy, the type of habitat and the strategic patterns of space occupation, are owed to small differences in the growth habits ; these differences are esssentially related to the duration of the growth of the main monopodial stem.

Patrick Blanc & Katia Andraos, Laboratoire de Botanique tropicale, Université Pierre & Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Le genre *Piper* L. regroupe environ 2000 espèces d'arbustes et de lianes (Airy Shaw, 1973 ; Madison, 1977) réparties essentiellement dans les forêts humides d'Amérique et d'Asie tropicales. Les espèces de *Piper* sont caractérisées par une inflorescence unique et terminale, et toujours opposée à une feuille assimilatrice. Cette inflorescence est un spadice dont chaque fleur, sessile et dépourvue de périanthe, est axillée par une bractée généralement peltée ; l'ovaire est uniloculaire et possède un seul ovule basal orthotrope ; les étamines, au nombre de 1 à 10, sont habituellement réunies en un ou deux verticilles de 3. Quelques genres pauci-spécifiques renferment une cinquantaine d'espèces qui se distinguent de *Piper* par leurs inflorescences latérales (*Lepianthes* [1] Rafin., *Sarcorhachis* Trel. et *Macropiper* Miq.) ou par leurs fleurs pédicellées (*Ottonia* Sprengl., *Arctottonia* Trel., *Zippelia* Bl.). Les espèces de *Piper* [2] ont été observées dans leur milieu en Guyane française et en Asie du Sud-Est

1. Smith (1975) rappelle qu'en 1839, Kunth et Miquel décrivent séparément une même plante nommée *Heckeria* par Kunth et *Pothomorphe* par Miquel ; or, la même espèce avait été décrite valablement un an plus tôt par Rafinesque sous le nom de *Lepianthes*.
2. Les échantillons de référence sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

(Thaïlande, Malaisie, Indonésie). Des observations complémentaires ont été faites dans les Jardins Botaniques de Münich, Nancy, Lyon, dans les serres du jardin municipal de la ville de Paris et dans les serres du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Une vingtaine d'espèces ont été suivies en culture au laboratoire. D'autres informations ont pu être recueillies à partir de l'examen d'échantillons conservés dans l'herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Si l'appareil floral de *Piper* et des genres affines se rapproche beaucoup de celui de *Peperomia* Ruiz & Pav., l'autre grand genre de *Piperaceæ* (environ 1000 espèces), l'appareil végétatif se distingue par contre par une lignification de la tige : les *Peperomia* possèdent des tissus crassulescents et la rigidité de la tige est assurée par un anneau périphérique de collenchyme alors que les *Piper* possèdent un anneau de sclérenchyme à la périphérie du cercle externe de faisceaux vasculaires ; généralement, pour les espèces à fort développement, le cambium intra-fasciculaire, qui devient parfois continu, donne des tissus secondaires importants (Pluszcewski, 1885 ; Rousseau, 1927 ; Balfour, 1958).

TRAITS DE LA DYNAMIQUE DE CROISSANCE COMMUNS AUX DIFFÉRENTES ESPÈCES DE *PIPER*

L'axe épicotylé, issu de la germination, est orthotrope, monopodial, à phyllotaxie spiralée ; la croissance monopodiale de cette tige est indéfinie ou limitée. Les méristèmes axillaires des feuilles se développent habituellement de façon immédiate, dès que la feuille axillante se détache du bourgeon terminal, sans passer par une phase de latence (Pl. 2, *1*, *2*). Les tiges latérales, issues du développement de ces méristèmes axillaires, sont plagiotropes et la phyllotaxie est distique ou sub-distique. La floraison apparaît toujours sur ces branches latérales qui peuvent être éventuellement ramifiées. L'ordre de ramification semble rarement être supérieur à 4, c'est-à-dire que la branche latérale donne une série de tiges latérales qui peuvent elles-mêmes se ramifier ; suivant les espèces, les inflorescences apparaissent indifféremment sur les tiges d'ordre 2, 3 ou 4 (*P. unguiculatum* Ruiz & Pav.) alors que d'autres espèces comme *P. nigrum* L. ne produisent habituellement des inflorescences que sur les tiges d'ordre 3 ou 4 (Maistre, 1964) ; de nombreuses espèces, comme *P. auritum* H. B. & K., ont leurs branches latérales non ramifiées et les inflorescences apparaissent toutes sur ces tiges d'ordre 2 (Pl. 2, *3*).

L'inflorescence étant terminale, ces tiges latérales sont sympodiales et chaque élément du sympode, ou article, est constitué d'une préfeuille unique (cataphylle), d'une feuille assimilatrice et d'une inflorescence (articles monophylles) ; lorsque l'inflorescence ne se développe pas, on observe une parenchymatisation du méristème terminal, au moins chez *P. unguiculatum* (Blanc & Andraos, 1982). Chez certaines espèces comme *P. carrilloanum*, les inflorescences se développent, en culture, jusqu'à un certain stade puis tombent avant d'atteindre leur maturité. Chaque article qui prolonge la tige sympodiale est donc unique (sympode monochasial) et il a pour origine le méristème axillaire de la feuille assimilatrice ; ce méristème se développe également de façon immédiate, sans passer par une phase de latence. Le méristème axillé par la cataphylle donne un bourgeon qui entre en phase de latence après avoir formé un ou deux articles monophylles dont les pièces foliaires restent

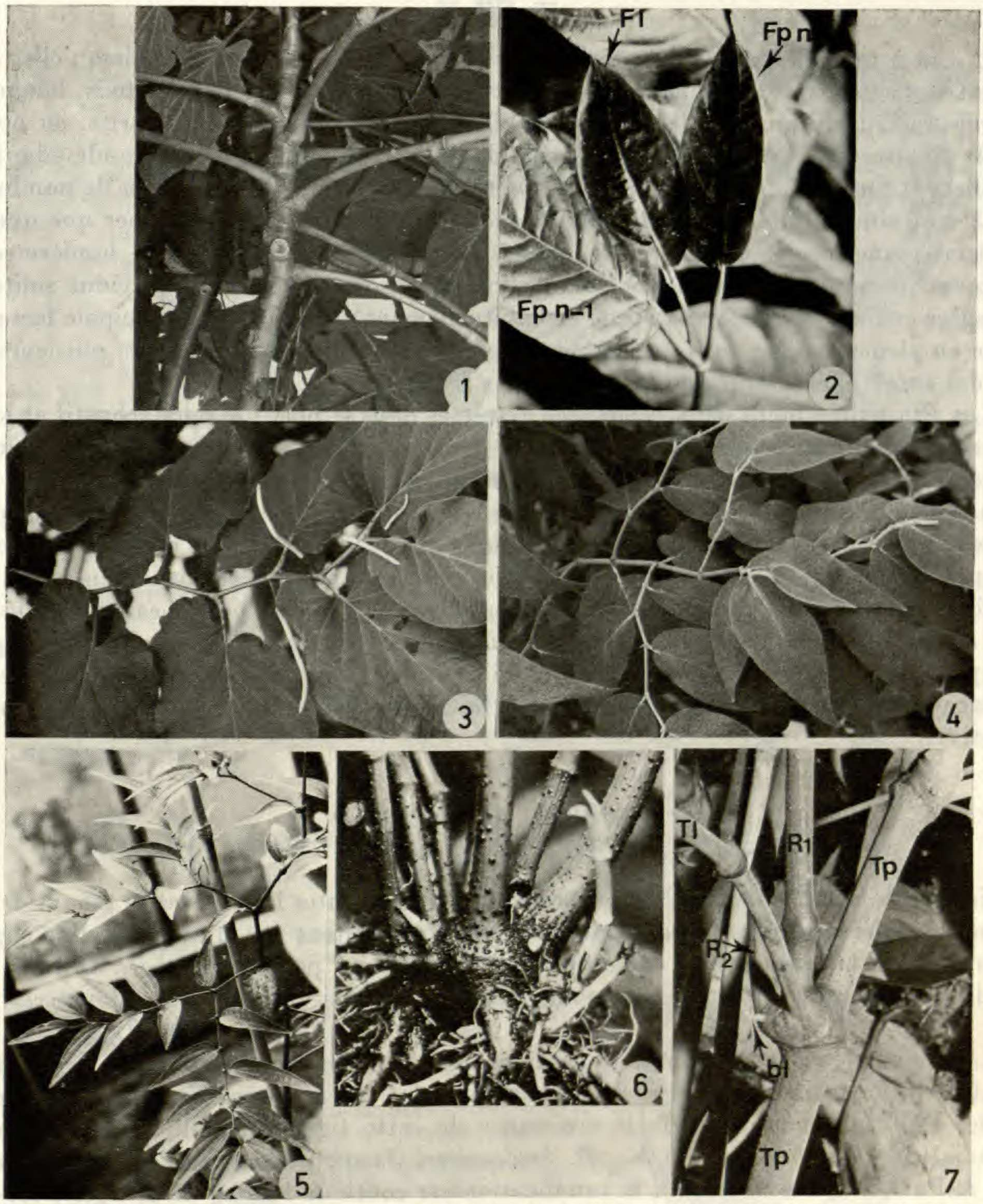
Pl. 1. — Aspect général du port chez quelques espèces arbustives dressées ou prostrées dans le genre **Piper** : **1, P. auritum** H. B. & K. ; **2, P. carrilloanum** C. DC. ; **3, P. sp.** du sous-bois guyanais ; **4, P. bicolor** Yun. ; **5, P. leprieurei** Pulle ; **6, P. humistratum** Kramer & Görts. Individus cultivés en serre, sauf pour la fig. 3.

au stade d'ébauches. Ce bourgeon pourra se développer ultérieurement, spontanément si c'est une espèce à branches latérales ramifiées, ou à la suite d'un traumatisme de la branche latérale si c'est une espèce à branches latérales non ramifiées. Pour chaque article monophylle, l'entre-nœud situé sous la cataphylle (hypoprophylle), est toujours sub-nul alors que l'entre-nœud situé entre la cataphylle et la feuille assimilatrice est développé ; ce sont ces derniers entre-nœuds qui sont seuls responsables de l'élongation de la tige latérale.

Chaque nouvel axe est antidrome par rapport à l'axe dont il est issu, c'est-à-dire que le sens des hélices foliaires s'inverse à chaque ramification ; cela se repère aisément chez les espèces de *Piper* à feuilles nettement asymétriques car l'antidromie est toujours liée à l'asymétrie foliaire : les feuilles produites par une même tige, selon une croissance monopodiale, ont toujours la même moitié de limbe plus développée, alors que les feuilles des tiges latérales, sympodiales, correspondant chacune à un article différent, ont successivement l'une ou l'autre moitié plus développée (Pl. 2, *2*, *3*).

La tige principale orthotrope monopodiale, à croissance continue et non florifère, et les tiges latérales plagiotropes, sympodiales par floraison apicale, permettent de rattacher ce mode de croissance au modèle de Petit, tel qu'il est défini par Hallé, Oldeman & Tomlinson (1978). Nous verrons cependant que de nombreuses variations apparaissent autour de ce modèle, notamment par rapport à la croissance indéfinie ou définie de la tige principale.

Ainsi, chez les *Piper*, le méristème axillaire de chaque feuille assimilatrice se développe immédiatement et constitue le départ d'une branche latérale si ce méristème est axillé par une feuille de tige principale monopodiale, ou un article monophylle prolongeant le sympode, si ce méristème est axillé par une feuille de branche latérale ; dans le premier cas, il y a donc une ramification d'un point de vue physionomique (la branche latérale étant d'ordre 2) alors que, dans le second cas, il n'y a que prolongement de la branche d'ordre 2, le phénomène de ramification n'étant pas décelable d'un point de vue physionomique. Mais, dans chacun de ces deux modes de ramification, le méristème axillaire utilisé est toujours remplacé par un autre méristème qui donne un bourgeon latent alors situé en position extra-axillaire (Pl. 3) ; ce bourgeon est, en fait, axillé par la préfeuille de l'article issu du développement immédiat du méristème axillaire de la feuille assimilatrice ; cette préfeuille étant rapidement caduque, et l'hypoprophylle étant sub-nul, ce bourgeon décalé semble axillé par la feuille assimilatrice. D'un point de vue biologique, ce phénomène permet à la plante d'avoir toujours un bourgeon latent après chaque feuille assimilatrice et cela bien qu'il y ait eu ramification. Si ce bourgeon latent se développe, spontanément ou à la suite d'un traumatisme, le même phénomène se reproduit et un nouveau bourgeon latent reste en place au même nœud (Pl. 2, *7*) ; on peut ainsi avoir quatre ou cinq tiges issues d'un même nœud, ce qui pourrait évoquer, a priori, des bourgeons sériaux alors qu'en fait chaque tige est issue du bourgeon de la préfeuille d'une tige précédente. Cet enchaînement de tiges, au niveau d'un même nœud, est rare sur les branches plagiotropes mais, dans ce cas, chaque nouvelle tige est également plagiotrope et sympodiale. Le phénomène est plus fréquent sur les tiges principales monopodiales et, dans ce cas, chaque nouvelle tige est également orthotrope et monopodiale et prend la fonction d'une nouvelle tige principale. C'est par ce phénomène de ramification par enchaînement que certaines espèces arbustives forment des touffes importantes dont toutes les tiges principales équivalentes sont issues les unes des autres au niveau du collet (Pl. 2, *6*). Ces tiges, qui apparaissent successivement au niveau d'un même



Pl. 2. — Modes de ramification dans le genre **Piper** : **1, P. auritum** H. B. & K. : tige principale monopodiale à phyllotaxie spiralée ; la ramification est continue, à l'aisselle de chaque feuille assimilatrice ; noter le renflement de la base des nœuds, caractéristique des *Piper* ; **2, P. chaba** L. : extrémité de tige principale monopodiale ; la tige latérale sympodiale et florifère se développe de façon immédiate ; noter la faible asymétrie de la base des feuilles de la tige principale (Fpn et Fpn-1) et l'asymétrie marquée de la base de la feuille de la jeune tige latérale (Fl) ; **3, P. auritum** H. B. & K. : tige latérale non ramifiée ; **4, P. bredemeyeri** Jacq. : tige latérale ramifiée de façon continue ; **5, P. unguiculatum** Ruiz & Pav. : tige latérale formant une fourche ; **6, P. unguiculatum** : tiges principales monopodiales issues du collet ; **7, P. bredemeyeri** : tiges monopodiales surnuméraires apparaissant sur la tige principale (réitération) ; noter le faible diamètre de la tige latérale sympodiale (Tl) par rapport aux tiges monopodiales (Tp, R_1 et R_2) ; le bourgeon latent (bl) est le bourgeon axillaire de la préfeuille de la plus jeune réitération (R_2). Individus cultivés en serre.

nœud, sont à rattacher aux réitérations, au sens de HALLÉ & al. (1978), lorsqu'elles apparaissent sur les parties aériennes de tiges, monopodiales ou sympodiales, mais, lorsqu'elles apparaissent au niveau du collet, il est difficile de dire si ces tiges font partie, ou non, du modèle architectural ; il est sûr que ce mode de ramification permet une grande adaptation au milieu, et une même espèce, comme *P. unguiculatum*, a tendance à former de nombreuses tiges à croissance limitée issues du collet lorsqu'elle est jeune et à ne former que quelques tiges à croissance prolongée lorsqu'elle devient plus vigoureuse (Pl. 5, *3*). La lumière semble également jouer un rôle important dans la formation de touffes ou d'individus solitaires ; une espèce comme *P. aduncum* L. produit habituellement une seule tige principale lorsqu'elle pousse en pleine lumière dans un châblis récent alors qu'elle tend à émettre plusieurs tiges dans des zones plus sombres ou sur des pentes (Pl. 5, *2*).

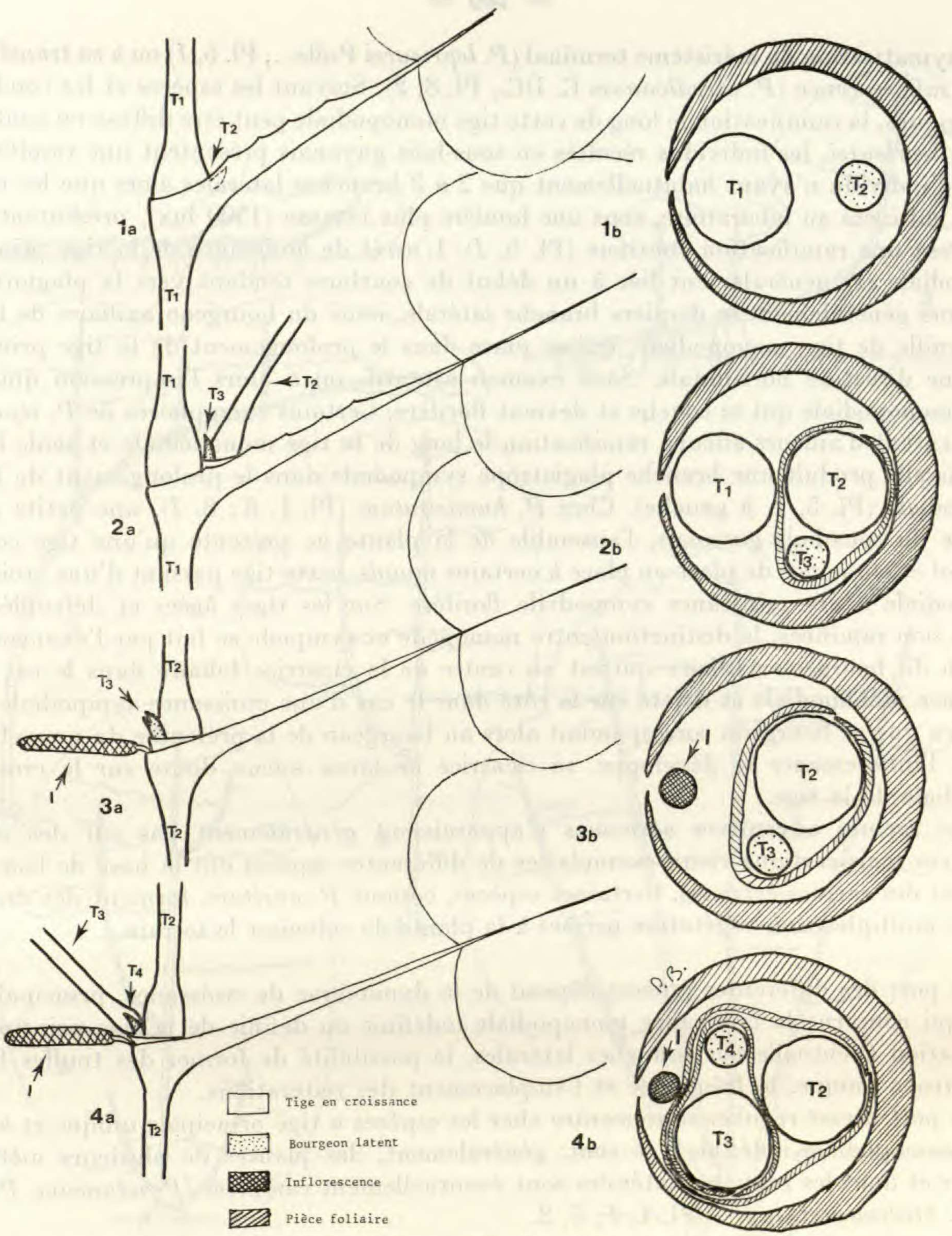
Les *Piper* présentent deux tendances extrêmes dans le port : le port arbustif et le port lianescent. Les lianes sont rares en Amérique (BURGER, 1972, cite 7 à 8 espèces sur les 150 d'Amérique centrale) alors qu'elles sont beaucoup plus fréquentes en Asie (RIDLEY, 1924, cite une soixantaine de lianes sur les 75 *Piper* de Malaisie). Certains caractères morphologiques ou de dynamique de croissance sont directement liés au port et il faut souligner que les espèces arbustives sont plus aisées à étudier que certaines espèces lianescentes qui ne se ramifient que dans la couronne des arbres. Un troisième type de port, beaucoup plus rare, a été découvert chez *P. lolot* C. DC. qui est une espèce naturalisée au Jardin Botanique de Singapour et cultivée dans les serres de l'Université d'Orsay : des tiges traçantes émettent, de place en place, des tiges dressées tout à fait comparables à un individu d'une espèce arbustive.

ESPÈCES ARBUSTIVES

Sous cette appellation d'arbustes seront regroupées toutes les espèces se tenant dressées et dont les différentes phases du développement ne nécessitent pas la présence d'un support. La hauteur de la plante varie entre quelques centimètres pour des espèces de sous-bois à une dizaine de mètres de hauteur pour certaines espèces arborescentes pionnières ou de forêt.

La principale variante, dans la dynamique de croissance et la physionomie de ces espèces arbustives, affecte la tige principale orthotrope dont la croissance peut être indéfinie ou définie. Habituellement, lorsque la croissance de cette tige principale est théoriquement indéfinie (*P. auritum* H. B. & K., *P. bredemeyeri* Jacq., *P. chaba* Bl., *P. unguiculatum* Ruiz & Pav., *P. bicolor* Yun...), la ramification est continue le long de la tige, c'est-à-dire qu'à l'aisselle de chaque feuille assimilatrice, une branche latérale plagiotrope se développe. Cette branche peut être non ramifiée (*P. auritum*) (Pl. 2, *1*, *3*), former une fourche (*P. unguiculatum*) (Pl. 2, *5*) ou être plus ou moins ramifiée, de façon non prévisible et dépendant des conditions d'éclairement et de vigueur de la plante (*P. bredemeyeri*) (Pl. 2, *4*). Cette croissance indéfinie de la tige principale ne se retrouve que chez des grandes espèces atteignant normalement plusieurs mètres de hauteur, en forêt comme en zone dégagée.

Chez les espèces de sous-bois observées, ne mesurant que quelques centimètres à 2 ou 3 mètres, la tige principale monopodiale interrompt sa croissance à une certaine hauteur qui correspond à la hauteur définitive de la plante. Cet arrêt de croissance correspond à une



Pl. 3. — Vue externe et reconstitution schématique en section transversale du complexe nodal chez **Piper carrilloanum** C. DC. : **1** et **2**, tige principale monopodiale ; la feuille possède une gaine développée ; **1**, tige non ramifiée ; le bourgeon axillaire de la feuille est en repos ; **2**, tige ramifiée ; le méristème axillaire de la feuille donne la tige latérale sympodiale ; le bourgeon axillaire de la préfeuille du premier article de cette tige latérale est en repos ; **3** et **4**, tige latérale sympodiale ; la feuille possède une gaine réduite ; **3**, tige non ramifiée ; le bourgeon axillaire de la préfeuille du relais de croissance est en repos ; **4**, tige ramifiée ; la tige latérale est opposée à la feuille, contrairement au cas de la figure 2 ; chaque nouvelle tige en croissance est remplacée par un bourgeon latent axillé par la préfeuille de cette tige. T_1 : tige principale monopodiale, d'ordre 1 ; T_2 : tige latérale sympodiale, d'ordre 2 ; T_3 : tige latérale sympodiale, d'ordre 3 ; T_4, bourgeon susceptible de donner une tige latérale d'ordre 4 ; I : inflorescence.

parenchymatisation du méristème terminal (*P. leprieurei* Pulle..., Pl. 5, *1*) ou à sa transformation en inflorescence (*P. carrilloanum* C. DC., Pl. 8, *2*). Suivant les espèces et les conditions mésologiques, la ramification le long de cette tige monopodiale peut être diffuse ou continue ; chez *P. leprieurei*, les individus récoltés en sous-bois guyanais présentent une ramification diffuse, l'individu n'ayant habituellement que 2 à 3 branches latérales alors que les mêmes plantes cultivées au laboratoire, sous une lumière plus intense (1500 lux), présentent habituellement une ramification continue (Pl. 5, *1*). L'arrêt de croissance de la tige principale monopodiale est généralement liée à un début de courbure tendant vers la plagiotropie ; c'est alors généralement la dernière branche latérale, issue du bourgeon axillaire de la dernière feuille de tige monopodiale, qui se place dans le prolongement de la tige principale dans une direction horizontale. Sans examen attentif, on a alors l'impression que c'est la tige monopodiale qui se couche et devient florifère. Certains exemplaires de *P. leprieurei* ne présentent d'ailleurs aucune ramification le long de la tige monopodiale et seule la dernière aisselle produit une branche plagiotrope sympodiale dans le prolongement de la tige monopodiale (Pl. 5, *1*, à gauche). Chez *P. humistratum* (Pl. 1, *6* ; 8, *1*), une petite espèce prostrée du sous-bois guyanais, l'ensemble de la plante ne présente qu'une tige couchée sur le sol et enracinée de place en place à certains nœuds, cette tige passant d'une croissance monopodiale à une croissance sympodiale florifère. Sur les tiges âgées et défeuillées des plantes non ramifiées, la distinction entre monopode et sympode se fait par l'examen de la position du bourgeon axillaire qui est au centre de la cicatrice foliaire dans le cas d'une croissance monopodiale et déjeté sur le côté dans le cas d'une croissance sympodiale (nous avons vu que ce bourgeon correspondait alors au bourgeon de la préfeuille du nouvel axe) ; lorsque l'inflorescence se développe, sa cicatrice ne laisse aucun doute sur la croissance sympodiale de la tige.

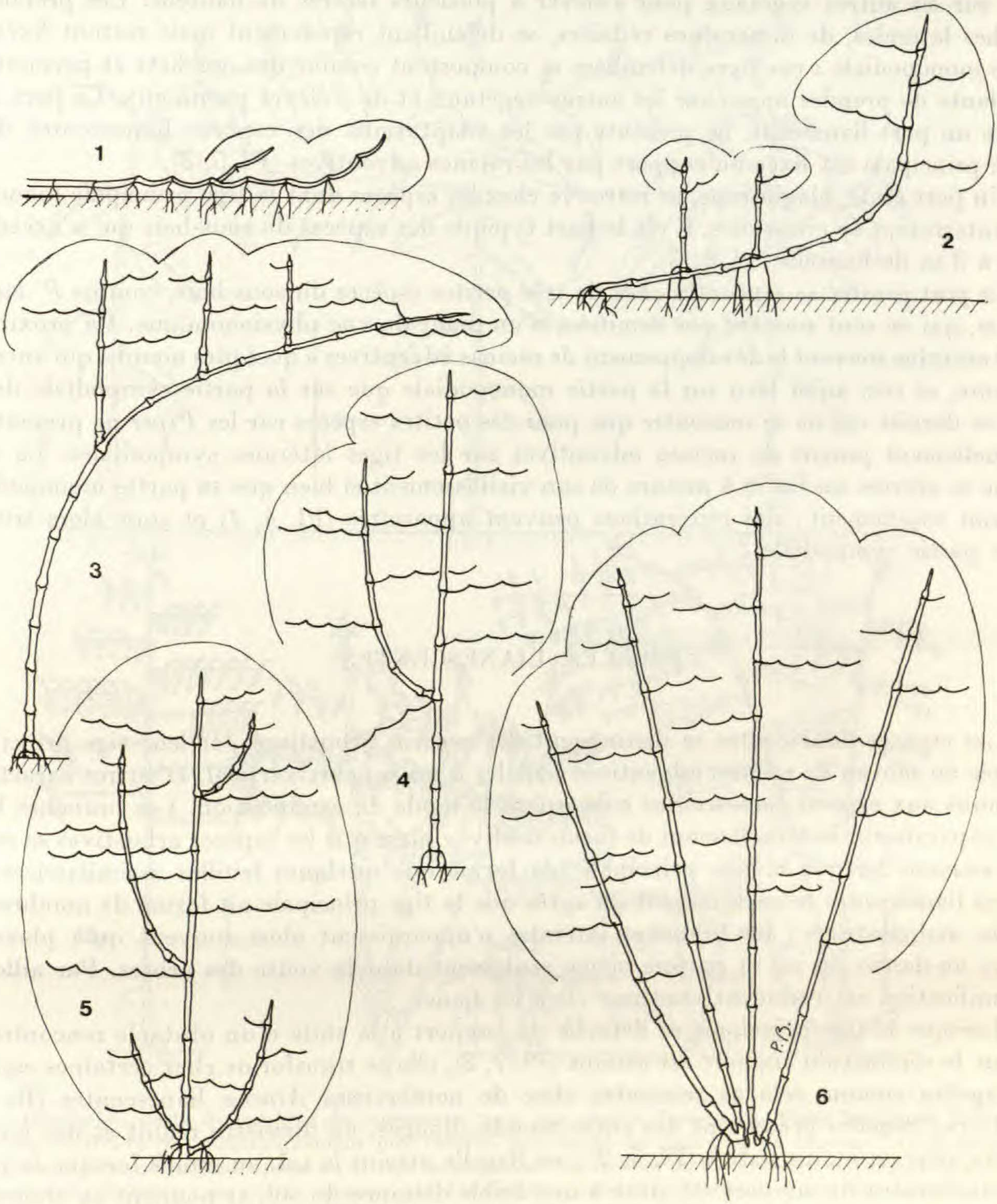
Des racines adventives aériennes n'apparaissent généralement pas sur des espèces arbustives mais certains vieux exemplaires de différentes espèces ont la base de leur tronc qui émet des racines-échasses. Certaines espèces, comme *P. auritum*, forment des drageons et cette multiplication végétative permet à la plante de coloniser le terrain.

Le port des différentes espèces dépend de la dynamique de croissance, principalement en ce qui concerne la croissance monopodiale indéfinie ou définie de la tige principale, la ramification éventuelle des branches latérales, la possibilité de former des touffes basales ou un tronc unique, la fréquence et l'emplacement des réitérations.

Le port dressé régulier se rencontre chez les espèces à tige principale unique et à croissance monopodiale indéfinie ; ce sont, généralement, des plantes de plusieurs mètres de hauteur et dont les branches latérales sont éventuellement ramifiées (*P. aduncum*, *P. auritum*, *P. bredemeyeri*, ...). — Pl. 1, *1* ; 5, *2*.

Le port en boule se rencontre chez *P. bicolor* (Pl. 1, *4*) qui est une espèce cultivée, à tiges légèrement divariquées et dont la tige principale, habituellement unique, présente, tout au long, et de place en place, des réitérations orthotropes qui sont à leur tour ramifiées. Cette forte tendance à la réitération entraîne le développement de nombreuses branches latérales qui sont elles-mêmes peu ramifiées.

Certaines espèces comme *P. unguiculatum* sont des arbustes dressés à nombreuses tiges monopodiales issues du collet. Ces tiges se soutiennent elles-mêmes chez les jeunes individus mais, au fur et à mesure que la plante devient plus vigoureuse, ces tiges prennent



Pl. 4. — Différentes modalités de la réitération dans le genre **Piper** : les tiges réitérées sont monopodiales et sont insérées sur la tige principale monopodiale, sauf chez *P. humistratum* Kramer & Görts ; **1, P. humistratum** : réitération en phase sympodiale prostrée et enracinée ; **2, P. leprieurei** Pulle : réitérations sur la partie âgée couchée et enracinée de la tige principale, entraînant la possibilité de former des clônes ; **3, P. aduncum** : réitérations au niveau d'une courbure accidentelle ; **4, P. bredemeyeri** Jacq. : réitération unique modifiant peu le port de la plante ; **5, P. bicolor** Yun. : réitérations nombreuses tout le long de la tige, à l'origine du port plus ou moins sphérique de cette espèce ; **6, P. auritum** H. B. & K. : tiges basales nombreuses à l'origine du port cespiteux d'un individu cultivé en serre ; cas limite entre réitération, ramification séquentielle et croissance d'établissement.

appui sur les autres végétaux pour s'élever à plusieurs mètres de hauteur. Les premières branches latérales, de dimensions réduites, se défeuillent rapidement mais restent fixées à la tige monopodiale : ces tiges défeuillées se comportent comme des crochets et permettent à la plante de prendre appui sur les autres végétaux et de s'élever parmi eux. Ce port, qui évoque un port lianescent, ne présente pas les adaptations des espèces lianescentes dont la tige principale est fixée au support par les racines adventives (Pl. 5, *3*).

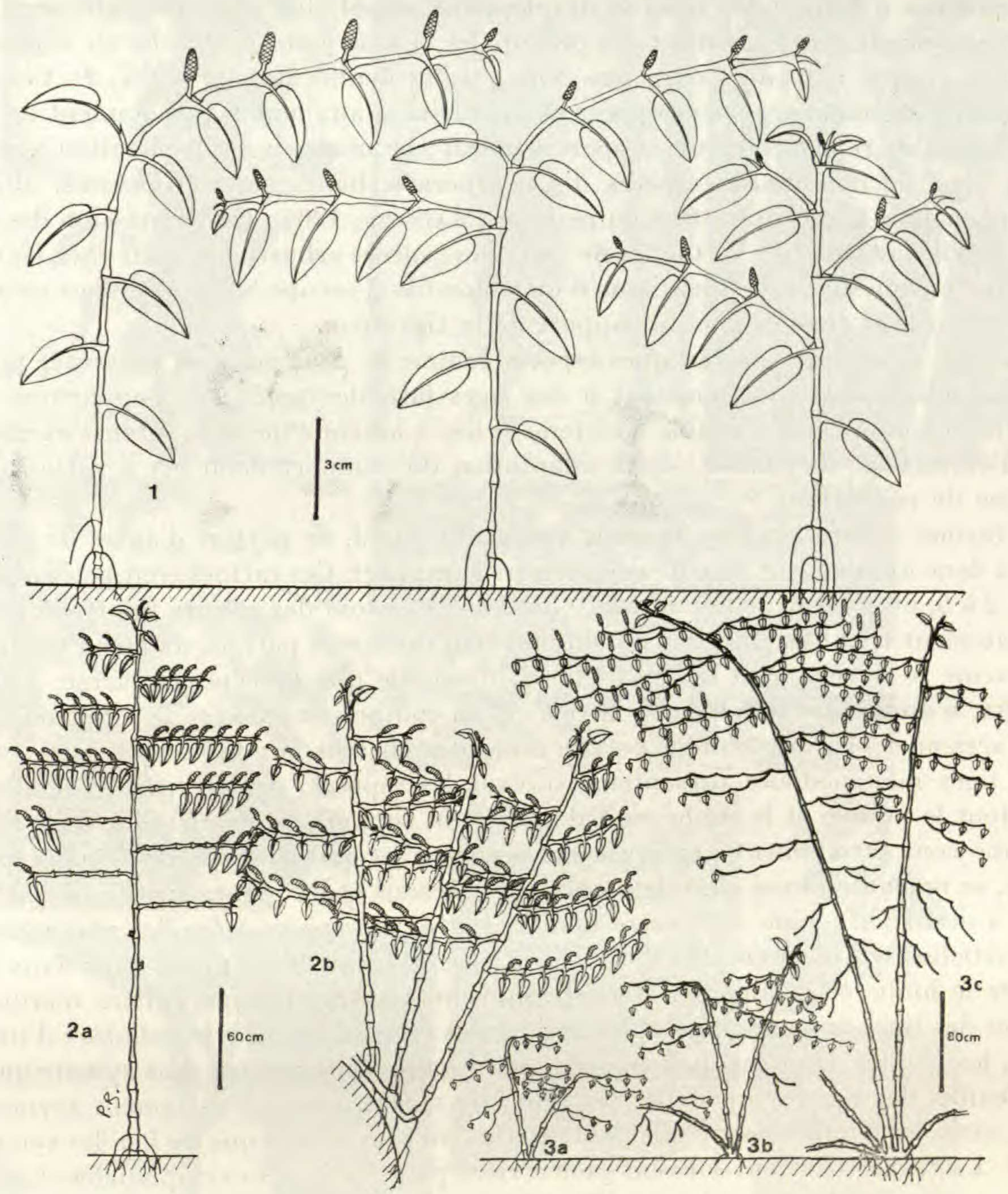
Un port étalé, plagiotrope, se retrouve chez les espèces dont la tige principale monopodiale interrompt sa croissance. C'est le port typique des espèces du sous-bois qui n'excèdent pas 2 à 3 m de hauteur (Pl. 1, *3*).

Le port prostré se rencontre chez de très petites espèces du sous-bois, comme *P. humistratum*, qui ne sont souvent pas ramifiées d'un point de vue physionomique. La proximité du sol entraîne souvent le développement de racines adventives à quelques nœuds, qui ancrent la plante, et ceci aussi bien sur la partie monopodiale que sur la partie sympodiale de la tige ; ce dernier cas ne se rencontre que pour ces petites espèces car les *Piper* ne présentent habituellement jamais de racines adventives sur les tiges latérales sympodiales. La tige unique se nécrose au fur et à mesure de son vieillissement si bien que sa partie monopodiale disparaît rapidement ; des réitérations peuvent apparaître (Pl. 4, *1*) et sont alors situées sur la partie sympodiale.

ESPÈCES LIANESCENTES

Les espèces lianescentes se distinguent des espèces arbustives par leur tige principale plaquée au moyen de racines adventives nodales à un support vertical. D'autres caractères communs aux espèces lianescentes concernent le mode de ramification. Les branches latérales apparaissent habituellement de façon tardive : alors que les espèces arbustives se ramifient souvent lorsque la tige principale n'a formé que quelques feuilles assimilatrices, les espèces lianescentes ne se ramifient qu'après que la tige principale ait formé de nombreuses feuilles assimilatrices ; les branches latérales n'apparaissent alors souvent qu'à plusieurs mètres au-dessus du sol et parfois même seulement dans la voûte des arbres. Par ailleurs, la ramification est rarement continue chez les lianes.

Lorsque la tige principale se détache du support à la suite d'un obstacle rencontré ou lorsque le sommet du support est atteint (Pl. 7, *2*), elle se transforme chez certaines espèces en flagelles comme cela se rencontre chez de nombreuses *Araceæ* lianescentes (Blanc, 1980) ; ces flagelles présentent des entre-nœuds allongés, un diamètre réduit et des feuilles à limbe plus ou moins réduit (Pl. 7, *2*) ; ce flagelle atteint le sol, au moins lorsque le point de détachement du support est situé à une faible distance du sol, et poursuit sa croissance en formant des feuilles assimilatrices de dimensions comparables ou inférieures à celles des feuilles des tiges plaquées. Cette tige poursuit ainsi sa croissance jusqu'à ce qu'elle rencontre un support où elle puisse s'accrocher par les racines adventives. Ces observations préliminaires permettent de mettre en évidence que les flagelles semblent n'apparaître qu'à l'extrémité des tiges monopodiales et que leur spécialisation, en particulier en ce qui concerne la réduction du limbe des feuilles assimilatrices, est moins poussée que celle rencontrée chez les *Araceæ*.



Pl. 5. — Variation de la dynamique de croissance pour une espèce donnée ; **1, Piper leprieurei** Pulle : *à gauche*, individu physionomiquement non ramifié provenant du sous-bois de Guyane ; arrêt de fonctionnement du méristème apical de la tige monopodiale au niveau de la courbure et passage à la phase sympodiale florifère ; *au centre*, comme précédemment, mais avec émission d'une tige latérale avant l'arrêt de fonctionnement du méristème apical de la tige monopodiale ; *à droite*, tige issue d'une réitération basale de l'individu représenté à gauche mis en culture au laboratoire sous une lumière assez forte (1500 lux) ; la tige principale présente une croissance monopodiale prolongée et la ramification est continue à l'aisselle de chaque feuille ; **2, Piper aduncum** L. ; 2 a, individu à tige monopodiale unique poussant sur terrain plat en milieu découvert à Sumatra ; 2 b, tiges monopodiales multiples issues de réitération chez un individu poussant sur une pente en milieu découvert à Sumatra ; **3, Piper unguiculatum** Ruiz & Pav. ; 3 a et b, individus jeunes cultivés en serre ; arrêt précoce du fonctionnement du méristème apical de chaque tige principale monopodiale ; 3 c, individu âgé cultivé en serre ; les tiges monopodiales ont une croissance de plus en plus prolongée au fur et à mesure de leur émission ; l'ensemble de la plante s'appuie sur les plantes environnantes.

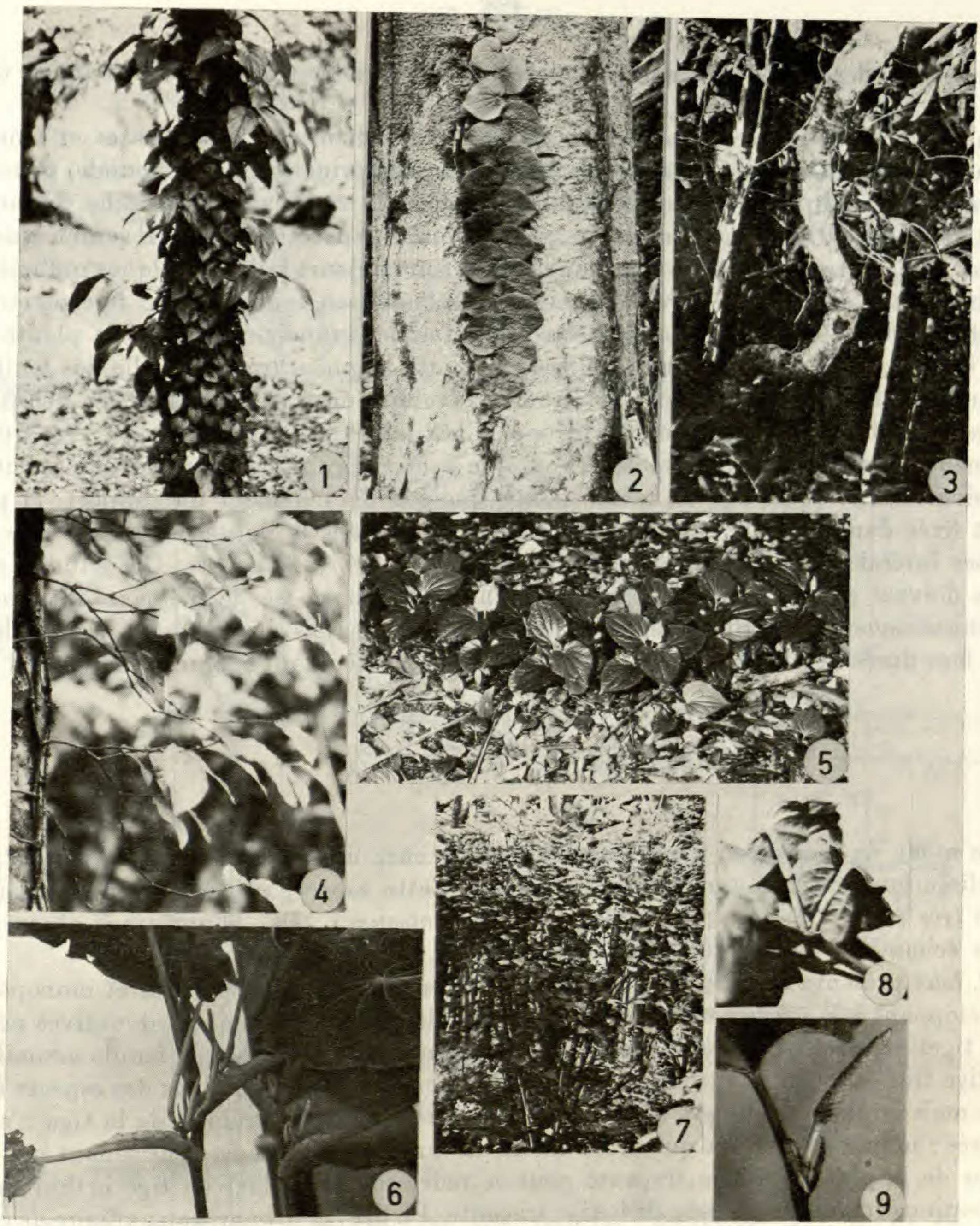
La tendance à former des tiges se développant au sol chez les espèces lianescentes se rencontre également à la base des tiges principales, à leur point d'attache au support, par l'émission de stolons issus des bourgeons axillaires des feuilles basales (Pl. 7, *1*). Ces stolons ont des feuilles assimilatrices développées et s'enracinent aux nœuds ; ils donnent un nouvel individu lorsqu'ils rencontrent un support vertical ; ce mode de multiplication végétative rencontré chez de nombreuses espèces d'Angiospermes lianescentes (Cremers, 1974), est parfois utilisé dans la multiplication du poivrier (Maistre, 1964). Cette émission des stolons basaux rappelle la formation de touffes de certaines espèces arbustives ; mais chez les espèces lianescentes, chaque tige principale issue d'un stolon basal occupe habituellement un support différent et souvent très éloigné du support de la tige-mère.

Signalons cependant que certaines espèces comme *P. betle* peuvent présenter plusieurs tiges monopodiales qui correspondent à des tiges latérales précoces ; l'apparition de ces tiges latérales monopodiales semble directement liée à un enracinement intense et une vaste surface d'accrochage disponible ; cette adaptation du comportement est à rattacher à un phénomène de réitération.

Les racines adventives apparaissent autour du nœud, de part et d'autre de l'insertion foliaire et donc uniquement du côté orienté vers le support. Ces racines sont peu nombreuses (souvent 2 à 5) et généralement courtes (0,5 à 2 cm) ; ce sont des racines fixatrices qui épousent étroitement les anfractuosités du support. On rencontre parfois, de façon espacée, une longue racine se développant dans la litière ; il semble que ce type de racine, à fonction nourricière, n'apparaisse que lorsque la tige est en contact direct avec le sol et non pas sur les tiges aériennes plaquées comme cela se rencontre chez de nombreuses *Araceæ*.

Les tiges monopodiales présentent, suivant les espèces, deux types de feuilles : des feuilles dont le pétiole et le limbe sont détachés du support ou des feuilles dont le pétiole et le limbe sont étroitement appliqués au support ; ce dernier type de feuilles, plaquées (Pl. 6, *2*), se rencontre aussi chez de nombreuses *Araceæ* et les jeunes tiges sont parfois très difficiles à attribuer à l'une ou l'autre famille. Certaines espèces à feuilles plaquées ont les limbes partiellement recouvrants et les racines adventives se développent alors dans l'obscurité, entre le limbe et le support. Il existe souvent un dimorphisme foliaire marqué entre les feuilles des tiges monopodiales et les feuilles des tiges latérales sympodiales : d'une façon générale, les feuilles des tiges monopodiales des espèces lianescentes sont symétriques alors que les feuilles des tiges sympodiales peuvent être symétriques ou nettement asymétriques. La taille varie, les feuilles monopodiales étant souvent plus petites que les feuilles sympodiales (Pl. 6, *1*). La texture devient souvent plus coriace pour les feuilles sympodiales. Les espèces à feuilles monopodiales plaquées modifient leur orientation et souvent leurs formes dans les tiges sympodiales. Certaines espèces présentent une coloration brune ou rouge avec macules argentées sur les feuilles monopodiales se développant dans le sous-bois, cette coloration s'atténuant lorsque la plante s'élève pour disparaître et laisser souvent place à des feuilles uniformément vertes sur les tiges sympodiales. Par contre, certaines espèces comme *P. nigrum* ou *P. betle* présentent très peu de variation morphologique entre tiges monopodiales et tiges sympodiales.

Les branches latérales sympodiales semblent toujours ramifiées et nous n'avons pas rencontré chez les lianes de branche latérale non ramifiée comme chez *P. auritum*. Les branches latérales présentent souvent deux ou trois ordres de ramification (Pl. 6, *4*). Ces tiges sont édifiées de façon tout à fait comparable à celle des tiges latérales des espèces arbustives,



Pl. 6. — Aspects d'espèces lianescentes ou traçantes de **Piper** et d'espèces de genres affines : **1**, **Piper sp.** au Jardin Botanique de Bogor (Indonésie) : les feuilles des tiges monopodiales plaquées au support sont de taille réduite par rapport aux feuilles des tiges latérales sympodiales détachées du support ; **2**, **Piper sp.** de Sumatra : phase juvénile à feuilles appliquées au support dans le sous-bois ; **3**, **P. rindu** C. DC. au Jardin Botanique de Tjibodas (Indonésie) : la tige principale est épaissie secondairement et atteint 20 cm de diamètre ; **4**, **Piper sp.** au Jardin Botanique de Bogor : tige principale plaquée s'épaississant et tiges latérales se défeuillant et devenant caduques sans avoir accru leur diamètre ; **5**, **P. lolot** C. DC. au Jardin Botanique de Singapour : tiges dressées alignées issues des méristèmes axillaires de la tige monopodiale traçante ; **6**, **Lepianthes peltatum** cultivé au Laboratoire : tige monopodiale non ramifiée, à floraison axillaire ; spadices groupés en cymes bipares évoquant une ombelle ; **7** à **9**, **Macropiper excelsum** cultivé à l'extérieur dans la propriété de Monsieur Marnier-Lapostolle à St-Jean Cap Ferrat ; **7**, port général de cet arbuste très ramifié ; **8**, extrémité d'un rameau végétatif dont le méristème terminal et le méristème axillaire ont un développement synchrone ; **9**, extrémité d'un rameau florifère ; l'inflorescence est axillaire, portée par un axe réduit.

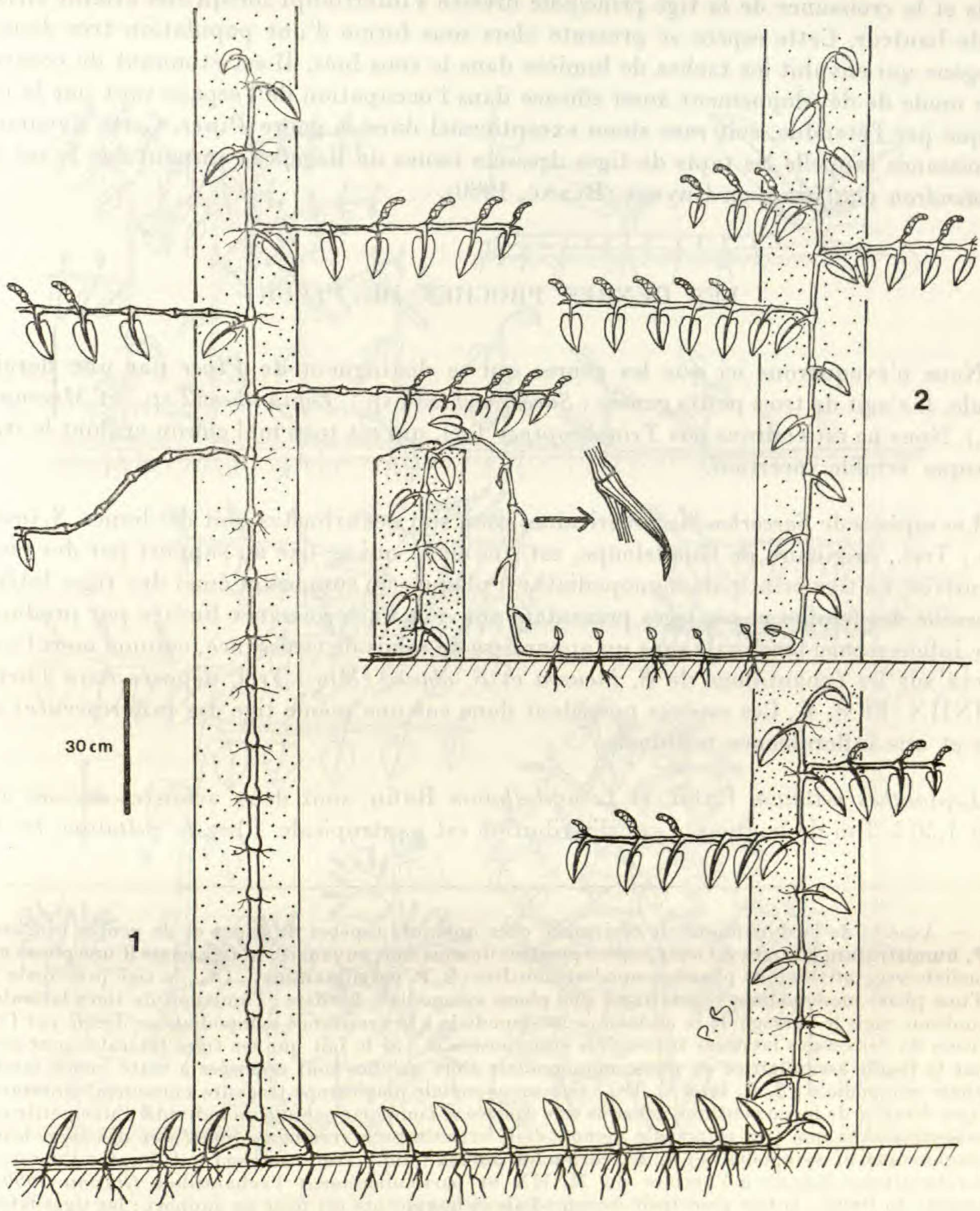
c'est-à-dire qu'elles ont pour origine le bourgeon axillaire de la cataphylle d'un article monophylle.

La plupart des espèces lianescentes atteignent des hauteurs importantes et émettent des branches latérales dans la voûte des arbres. La tige principale monopodiale, primitivement plaquée au support, s'épaissit ensuite par activité cambiale, se détache du support et peut atteindre 10 à 20 cm de diamètre pour certaines espèces (Pl. 6, *3*). Il semble que chez les lianes le diamètre initial de la tige monopodiale soit toujours faible (quelques millimètres), contrairement à ce qu'on observe chez certains arbustes en touffes. Cette tige plaquée au support augmente légèrement de diamètre et ses feuilles grandissent quand la plante commence à s'élever sur quelques mètres (Pl. 6, *2*) ; cette augmentation de taille des feuilles et du diamètre de la tige rappelle la croissance d'établissement telle qu'elle est décrite par Tomlinson (1979) chez des Monocotylédones. Chez les *Piper* lianescents, ce n'est qu'ultérieurement, lorsque la tige principale s'élève, que l'activité cambiale se manifeste et entraîne un épaississement de la tige en même temps que son détachement du support, la plante restant fixée dans ses parties jeunes et se maintenant dans la voûte des arbres grâce aux branches latérales qui reposent sur les branches des arbres-supports. Des études anatomiques doivent permettre de mettre en évidence la séquence des événements responsables de l'épaississement de la tige principale. Les branches latérales s'épaississent habituellement peu et leur durée de vie est limitée, les vieilles tiges se défeuillant progressivement (Pl. 6, *4*).

ESPÈCES TRAÇANTES

Ce mode de croissance n'a été rencontré que chez une espèce vietnamienne, *P. lolot*, naturalisée au Jardin Botanique de Singapour. Cette espèce, utilisée comme condiment, semble très proche d'une espèce malaise, *P. sarmentosum* C. DC., d'après nos observations sur les échantillons d'herbier déposés au MNHN.

P. lolot présente deux types de tiges : des tiges traçantes plagiotropes et monopodiales se développant à la surface du sol et ancrées dans le sol par des racines adventives nodales, et des tiges dressées orthotropes issues du bourgeon axillaire de chaque feuille assimilatrice de la tige traçante (Pl. 8, *3*). La tige traçante est comparable aux stolons des espèces lianescentes mais la plagiotropie est nettement plus marquée car l'extrémité de la tige n'est pas redressée ; notons cependant qu'en conditions de culture défectueuses entraînant une faible vigueur de la plante, la tige traçante peut se redresser et évoluer en tige orthotrope. La ramification est continue le long de la tige traçante (Pl. 6, *5*) et le bourgeon axillaire de chaque feuille évolue donc en tige dressée ; ce bourgeon passe par une brève phase de latence et entre en activité lorsque le méristème apical de la tige traçante a formé quelques feuilles plus jeunes, c'est-à-dire que la plus jeune tige dressée apparaît à 10 ou 20 cm de l'extrémité de la tige traçante. Ces tiges dressées apparaissant successivement, et la croissance de la tige traçante étant continue, elles sont de plus en plus jeunes, au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité de la tige traçante. Au niveau du premier ou deuxième nœud de la tige dressée, quelques racines adventives apparaissent et permettent la nutrition de la tige dressée qui se comporte alors en tous points comme un individu isolé issu de graine d'une espèce arbustive. Les premières tiges latérales sympodiales apparaissent après quelques



Pl. 7. — Multiplication végétative chez des espèces lianescentes de **Piper** : **1, P. clusii** C. DC. : stolons apparaissant à la base d'une tige monopodiale fixée au support ; croissance des stolons à la surface du sol jusqu'à ce qu'il rencontrent un support vertical où ils se fixent par les racines adventives et donnent une nouvelle plante ; **2, P.** cf. **magnibaccum** C. DC. des forêts de Sumatra : transformation d'une tige feuillée en flagelle lorsque le sommet d'un support est atteint ; les feuilles ont un limbe réduit ; ce flagelle retombe vers le sol et se développe comme un stolon.

nœuds et la croissance de la tige principale dressée s'interrompt lorsqu'elle atteint environ 1 m de hauteur. Cette espèce se présente alors sous forme d'une population très dense et homogène qui envahit les taches de lumière dans le sous-bois. Il est étonnant de constater qu'un mode de développement aussi efficace dans l'occupation de l'espace tant par la rapidité que par l'étendue, soit rare sinon exceptionnel dans le genre *Piper*. Cette dynamique de croissance rappelle les tapis de tiges dressées issues de flagelles rampant sur le sol chez *Philodendron guttiferum* en Guyane (Blanc, 1980).

LES GENRES PROCHES DE *PIPER*

Nous n'évoquerons ici que les genres qui se distinguent de *Piper* par une floraison latérale. Il s'agit de trois petits genres : *Sarcorhachis* (4 sp.), *Lepianthes* (2 sp.) et *Macropiper* (9 sp.). Nous ne retiendrons pas *Trianaeopiper* Trel. qui est trop mal connu et dont le statut générique semble incertain.

Les espèces de *Sarcorhachis*, américaines, sont soit des arbustes, soit des lianes. *S. incurva* (Sieb.) Trel., originaire de Guadeloupe, est une liane qui se fixe au support par des racines adventives. La tige principale monopodiale est plaquée au support et émet des tiges latérales à l'aisselle des feuilles et ces tiges présentent souvent une croissance limitée par production d'une inflorescence terminale sans qu'apparaisse de relais de croissance, comme nous l'avons observé sur les échantillons de *S. incurva* et *S. obtusa* (Miq.) Trel. déposés dans l'herbier du MNHN (Pl. 8, *4*). Ces espèces possèdent donc sur une même tige des inflorescences axillaires et une inflorescence terminale.

Lepianthes peltatum Rafin. et *L. umbellatum* Rafin. sont deux arbustes dressés atteignant 1,50 à 2 m de hauteur. Leur distribution est pantropicale. Chez *L. peltatum*, les tiges

---

Pl. 8. — Aspects de la dynamique de croissance chez quelques espèces de **Piper** et de genres proches : **1, P. humistratum** Kramer & Görts, espèce prostrée du sous-bois guyanais : la tige passe d'une phase monopodiale végétative à une phase sympodiale florifère ; **2, P. carrilloanum** C. DC., la tige principale passe d'une phase monopodiale végétative à une phase sympodiale florifère ; l'émission de tiges latérales est continue mais le passage de la croissance monopodiale à la croissance sympodiale se décèle par l'apparition de deux tiges latérales successives superposées et par le fait que les tiges latérales sont axillées par la feuille assimilatrice en phase monopodiale alors qu'elles sont opposées à cette même feuille en phase sympodiale ; **3, P. lolot** C. DC., tige monopodiale plagiotrope traçante enracinée, émettant des tiges dressées de façon continue ; chaque tige dressée se comporte comme un individu d'une petite espèce arbustive avec une tige principale monopodiale orthotrope à croissance limitée et des tiges latérales plagiotropes et sympodiales ; **4, Sarcorhachis obtusa** (Miq.) Trel. : schéma fait d'après l'observation d'échantillons déposés à l'herbier du MNHN et particulièrement l'échantillon *Glaziou 1690* provenant du Brésil ; la tige principale monopodiale et lianescente est fixée au support ; les tiges latérales, également à croissance monopodiale mais détachées du support, ont une croissance limitée et émettent une ou deux inflorescences axillaires avant de former une inflorescence terminale ; **5, Lepianthes peltatum** Rafin. à Java : la tige monopodiale unique présente une floraison axillaire continue par l'émission de spadices réunis en cymes bipares ; la tige se couche progressivement et le bourgeon axillaire situé à la base du pédoncule inflorescentiel commun se développe pour donner une nouvelle tige rapidement autonome par développement de racines adventives ; **6, Macropiper excelsum** (Forst. f.) Miq. : le bourgeon axillaire de chaque feuille assimilatrice se développe soit en tige feuillée, soit en inflorescence ; la tige principale ne s'individualise que tardivement.

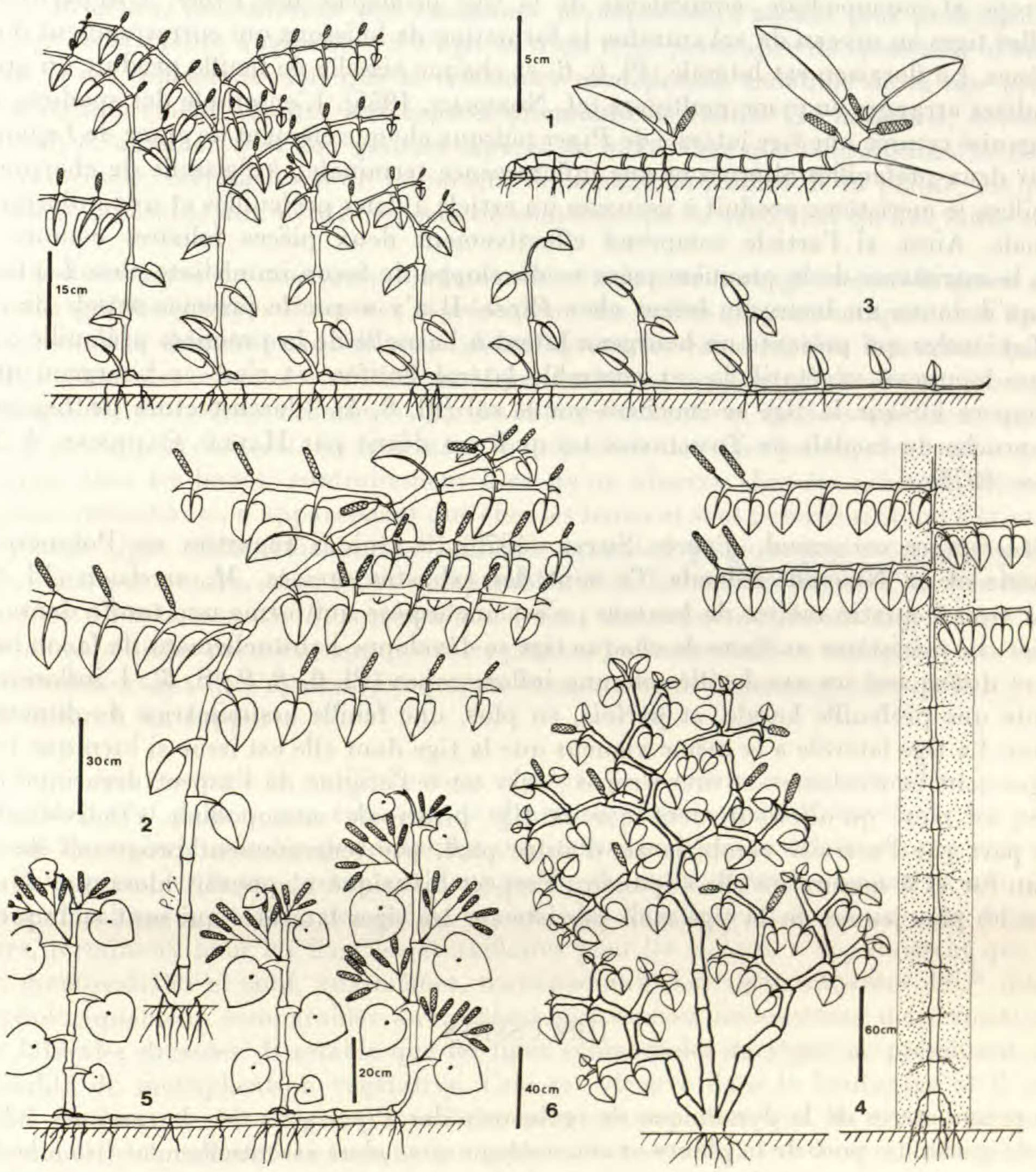


PLANCHE 8

se défeuillent progressivement et se couchent sur le sol ; elles s'enracinent alors au niveau des nœuds et les bourgeons axillaires en repos entrent en activité pour donner de nouvelles tiges dressées en tous points comparables à la tige-mère. Il n'existe donc qu'un type de tige, orthotrope et monopodiale, équivalente de la tige principale des *Piper*. L'apparition de nouvelles tiges au niveau du sol entraîne la formation de buissons qui correspondent donc à des clônes. La floraison est latérale (Pl. 6, *6*) et chaque aisselle de feuille produit un groupe de spadices arrangés en cyme multipare (cf. Nozeran, 1955). L'ensemble des spadices n'est pas organisé comme une tige latérale de *Piper* puisque chaque élément de cyme de *Lepianthes* produit deux préfeuilles alternes et une inflorescence terminale ; à l'aisselle de chacune des préfeuilles, le méristème produit à nouveau un article à deux préfeuilles et une inflorescence terminale. Ainsi, si l'article comprend effectivement deux pièces foliaires comme chez *Piper*, le méristème de la première pièce se développe de façon immédiate chez *Lepianthes* alors qu'il donne un bourgeon latent chez *Piper*. Il n'y a que le premier article de cyme chez *Lepianthes* qui présente un bourgeon latent à l'aisselle de la première préfeuille : c'est l'unique bourgeon végétatif de cet ensemble latéral florifère et c'est ce bourgeon qui se développera lorsque la tige se couchera sur le sol (Pl. 8, *5*). L'architecture de *Lepianthes* se rapproche du modèle de Tomlinson tel qu'il est décrit par Hallé, Oldeman & Tomlinson (1978).

Macropiper comprend, d'après Smith (1975), 9 espèces réparties en Polynésie, en Mélanésie et en Nouvelle-Zélande. Ce sont des arbustes dressés. *M. excelsum* (Pl. 6, *7*) atteint trois à quatre mètres de hauteur ; c'est une espèce qui forme une touffe dense, très ramifiée. Le méristème axillaire de chaque tige se développe habituellement de façon immédiate et donne soit un axe feuillé soit une inflorescence (Pl. 6, *8*, *9* ; 8, *6*). L'inflorescence présente une préfeuille basale, et parfois, en plus, une feuille assimilatrice de dimensions réduites. La tige latérale a la même vigueur que la tige dont elle est issue si bien que toutes les tiges sont équivalentes et orthotropes ; cela est à l'origine de l'aspect divariqué de la plante ; ce n'est qu'ultérieurement que la tige principale monopodiale s'individualise : d'une part par l'activité cambiale et, d'autre part, par redressement progressif de cette tige, au fur et à mesure qu'elle s'épaissit ; l'aspect divariqué n'apparaît alors que dans les parties les plus jeunes de la tige mais persiste sur les tiges latérales qui sont caduques.

DISCUSSION

Les caractères de la dynamique de croissance des *Piper* sont très homogènes à l'intérieur du genre. Le port de la plante et son écologie sont alors essentiellement liés à la durée de la croissance monopodiale de la tige principale : plus cette durée sera longue, plus l'arbre sera haut, les tiges latérales ayant alors généralement une durée de vie limitée et disparaissant par élagage naturel. Par contre, plus la croissance monopodiale de la tige principale est télescopée et plus les tiges latérales, habituellement peu nombreuses, ont une durée de vie prolongée ; tout le développement ultérieur de la plante ne se fait alors plus que par ces tiges latérales qui persistent pendant toute la vie de la plante. Chez les espèces arbustives, on observe donc un gradient continu dans la réduction de la durée de la phase monopodiale

sans qu'il soit possible de distinguer des groupes d'espèces présentant un mode de croissance particulier. Une même espèce, comme *P. unguiculatum*, peut d'ailleurs présenter une croissance monopodiale réduite pour les tiges d'une plante jeune alors que les tiges suivantes, issues du collet, présenteront une croissance monopodiale d'autant plus prolongée que la vigueur de la plante augmente ; il s'agit là d'un type particulier de croissance d'établissement. Il est cependant clair que la croissance monopodiale indéfinie de la tige principale est particulièrement adaptée aux espèces pionnières de châblis (*P. aduncum*, devenu pantropical, *P. auritum*...) et aux grandes espèces de forêt, alors que la croissance limitée de la tige principale, corrélative d'un important étalement horizontal de la plante, est particulièrement favorable aux petites espèces du sous-bois qui ne reçoivent qu'une faible lumière.

La dynamique de croissance fondamentale étant très homogène dans le genre *Piper* [1], les seuls grands groupes d'espèces représentant des unités physionomiques sont les lianes et les arbustes dressés auxquels nous avons ajouté les rares espèces traçantes. Les lianes se distinguent des arbustes essentiellement par les jeunes tiges monopodiales toujours souples et incapables de se tenir dressées et par les racines adventives nodales qui fixent ces jeunes tiges à un support vertical. La croissance monopodiale des tiges principales semble toujours indéfinie chez les lianes, contrairement à ce qu'on observe chez les arbustes dressés. Les flagelles, retombants, n'apparaissent que chez les lianes et sont précisément liés à la souplesse des jeunes tiges monopodiales. Les branches latérales, plagiotropes, sympodiales et florifères, sont, par contre, tout à fait comparables chez les espèces dressées et chez les lianes. Certaines espèces, comme *P. unguiculatum*, sont des arbustes dressés mais le fait que les tiges monopodiales prennent appui sur les plantes buissonnantes et atteignent des hauteurs importantes avant de s'épaissir évoque un comportement lianescent bien qu'il n'y ait pas de fixation à un support.

En ce qui concerne la multiplication végétative, les arbustes ne présentent pas de spécialisation, sauf parfois par émission de drageons comme chez *P. auritum* ; les arbustes forment des individus isolés ou des touffes cespiteuses mais qui se dispersent par voie sexuée.

Par contre, les lianes présentent deux modes de multiplication végétative, qui peuvent exister simultanément chez une même espèce : les flagelles et les stolons ; ces deux types d'axes, terminaux pour les flagelles et axillaires pour les stolons, n'apparaissent que sur les tiges monopodiales et sont, eux-mêmes, monopodiaux. Les tiges traçantes de *P. lolot* sont morphologiquement comparables aux stolons des espèces lianescentes mais émettent des tiges latérales dressées. Il semble que les tiges sympodiales de *Piper* ne présentent aucune possibilité de multiplication végétative. Cela se retrouve dans le bouturage et il est très difficile de bouturer des tiges sympodiales plagiotropes alors que les tiges monopodiales orthotropes se bouturent aisément ; les espèces lianescentes, émettant spontanément des racines adventives, se bouturent mieux que les espèces arbustives.

Les phénomènes de réitération sont fréquents chez les *Piper* et nous ne partageons alors pas l'opinion de Torquebiau (1981). Les réitérations affectent les tiges monopodiales,

1. Signalons cependant que Hallé & Oldeman (1970) décrivent l'architecture d'un *Piper* indéterminé de Guyane qui diffère de toutes les espèces que nous avons observées par l'édification d'une tige principale sympodiale ; des observations ultérieures seront nécessaires pour confirmer cette architecture, exceptionnelle pour un *Piper*.

entraînant l'apparition de nouvelles tiges monopodiales issues de bourgeons latents (Pl. 4). Ces réitérations sont souvent directement responsables du port de la plante et leur localisation, ainsi que leur fréquence, caractérisent souvent une espèce, tout en dépendant étroitement des conditions mésologiques. Sur les branches latérales, suivant les espèces, les bourgeons latents restent en repos ou se développent pour donner de nouvelles tiges ; ces bourgeons, bien qu'ils soient passés par une phase de repos prolongée, ne présentent pas, lors de leur levée d'inhibition, les caractères qui marquent habituellement les tiges proleptiques issues de bourgeons latents (premiers entre-nœuds réduits et premières pièces foliaires réduites) ; les ébauches foliaires qui étaient arrêtées dans leur développement à l'intérieur du bourgeon reprennent alors leur croissance pour atteindre des dimensions normales dès la première feuille assimilatrice de cette nouvelle tige ; cette tige, présentant d'emblée les caractères de morphologie et de dynamique de croissance définitifs, évoque une ramification sylleptique ou immédiate. On observe donc, sur les branches latérales, des caractères de prolepsis et de syllepsis qui affectent un même bourgeon alors que ces caractères s'opposent habituellement (cf. Hallé & al., 1978). Les phénomènes de ramification sont donc très poussés et élaborés chez les *Piper* puisque le méristème axillaire de chaque feuille assimilatrice se développe de façon immédiate pour donner une nouvelle tige ou un nouvel article, ce méristème étant remplacé par un bourgeon latent qui se développera éventuellement.

S'il semble difficile de séparer des groupes architecturaux ayant valeur d'unités systématiques chez les *Piper*, il est cependant certain que des informations sur la dynamique de croissance apportent des éléments précieux dans la détermination des espèces dans ce genre où la systématique est si confuse ; ces informations concernent essentiellement :

— le port de la plante (liane, arbuste ou espèce traçante) ;
— la forme générale de la plante ;
— la durée de la phase monopodiale (hauteur atteinte et nombre de feuilles formées par la tige principale orthotrope) ;
— la ramification continue ou diffuse le long de la tige principale ;
— l'ordre et les modalités de ramification des branches plagiotropes ;
— la tendance à former une tige principale unique ou une touffe cespiteuse ;
— la tige monopodiale à feuilles plaquées au support ou détachées pour les lianes ;
— la hauteur des premières ramifications pour les lianes ;
— la capacité de réitération.

De nombreuses observations sont encore nécessaires pour émettre une opinion quant à la signification purement adaptative et écologique ou également phylogénique de certains traits architecturaux.

L'ordre des *Piperales* comprend, en dehors des *Piperaceæ*, les *Saururaceæ* et les *Chloranthaceæ* dont les espèces sont dressées, herbacées ou ligneuses. Les *Saururaceæ* (5 genres et 7 espèces) sont essentiellement inféodées aux milieux marécageux ; *Saururus cernuus* et *Houttuynia cordata* sont des herbes dont les tiges sont dressées ; la tige principale, orthotrope, se ramifie de façon continue en donnant des tiges également orthotropes. La florai-

son intervient indifféremment sur la tige principale ou les tiges latérales et les inflorescences sont terminales, opposées aux feuilles assimilatrices comme chez *Piper* ; un relais de croissance, sylleptique, apparaît à l'aisselle de la dernière feuille, située juste avant l'inflorescence, comme chez *Piper*. La différence avec *Piper* vient du fait que *Saururus* et *Houttuynia* ne présentent pas de différence entre les tiges ; ces deux genres rejoignent alors, par leur mode de croissance, des *Peperomia* du type *P. scandens* où toutes les tiges sont équivalentes et sympodiales. *Saururus* et *Houttuynia* présentent une active multiplication végétative par émission de stolons souterrains ramifiés qui évoquent davantage les stolons d'*Araceæ* aquatiques comme *Cryptocoryne* que les stolons des *Piper* lianescents. *Saururus* et *Houttuynia* présentent donc des caractères de plantes aquatiques (système de stolons important et chargé de réserves), des caractères d'*Araceæ*, de *Peperomia* et de *Piper*, tant par la dynamique de croissance que par la morphologie générale. Le genre *Chloranthus* compte 15 espèces ; *Chloranthus officinalis* Bl., comme les autres *Chloranthaceæ*, possède des feuilles opposées, ce caractère n'existant jamais chez les *Piperaceæ*. L'inflorescence, qui est une panicule de spadices, est terminale à l'extrémité de la tige principale comme des tiges latérales qui sont toutes équivalentes ; cette dynamique de croissance rejoint donc les *Saururaceæ* et certains *Peperomia* plus que *Piper*. Les *Piperales* sont donc caractérisées par une sympodisation poussée, les inflorescences étant, à quelques exceptions près (*Lepianthes*, *Macropiper*, quelques *Peperomia*) toujours terminales ou à la fois terminales et axillaires. *Piper* semble être le seul genre de l'ordre des *Piperales* à présenter une différenciation nette entre tiges monopodiales orthotropes végétatives et tiges sympodiales plagiotropes florifères.

Cette sympodisation, qui caractérise l'ensemble des *Piperales*, laisse supposer qu'elle est un fait acquis très précocement dans l'ordre. Chez les *Piper*, la dynamique de croissance des espèces de sous-bois comme *P. humistratum*, qui possèdent une tige unique et sympodiale, prostrée et enracinée à la surface du sol par des racines adventives, pourrait alors correspondre à la dynamique de croissance originelle dans le genre. Chez les espèces dressées, cette croissance sympodiale ne se retrouve plus que sur les tiges latérales qui assurent la fonction photosynthétique et sexuelle ; la tige principale monopodiale et à croissance continue représenterait alors une acquisition permettant à la plante d'élever ses niveaux plagiotropes de plus en plus haut. Ce monopode est instable puisque sa croissance peut s'interrompre par une floraison apicale ou une parenchymatisation qui détermine alors la hauteur définitive de la plante. C'est cette tige monopodiale qui se spécialise chez les lianes dans le sens d'une souplesse marquée et de la formation de racines adventives nodales. Les rares espèces traçantes, comme *P. lolot*, présentent encore une autre spécialisation de la tige monopodiale qui évoque un stolon d'espèce lianescente sur lequel sont insérés de petits arbustes. Les tiges latérales, qui correspondraient donc à la forme ancestrale, sont toujours comparables à l'intérieur du genre (plagiotropes par apposition d'articles monophylles), les seules variations affectant l'ordre de ramification atteint. D'autres arguments viennent en faveur de l'origine herbacée des *Piper* : il est souvent admis que les plantes pionnières présentent des caractères évolués (cf. Hallé & al., 1978) ; or, les espèces pionnières de *Piper* présentent une croissance monopodiale indéfinie de la tige principale. Par ailleurs, l'anatomie des *Piper* étudiée par Rousseau (1927) et Balfour (1957, 1958) semble montrer que le bois est difficile à rattacher aux autres Dicotylédones arborescentes : l'épaississement du tronc se fait, en effet, à partir du cercle externe de faisceaux vasculaires mais le cambium reste généralement intrafasciculaire sans former une assise continue ; des observations prélimi-

naires nous montrent que, chez *Sarcorhachis incurva*, c'est un cercle interne de faisceaux qui s'accroît et non plus le cercle externe ; il semble donc que plusieurs tendances apparaissent chez les *Piperaceæ* pour aboutir à un épaississement de la tige. Burger (1972), en utilisant d'autres critères relatifs à la contraction des fleurs, à la déhiscence des étamines et à la protection des extrémités de tiges par les cataphylles, est également amené à conclure que les petites espèces de *Piper* du sous-bois sont les plus primitives.

Les caractères de dynamique de croissance ne sont, habituellement, pas pris en considération par les auteurs qui rapprochent les *Piperaceæ* des Monocotylédones et plus particulièrement des *Araceæ* (de Candolle, 1866 ; Hill, 1906 ; Emberger, 1960 ; Majumdar & Pal, 1961 ; Mangenot, 1973 ; Burger, 1977...). Si la dynamique de croissance dans le genre *Piper* semble très homogène, les *Araceæ* présentent par contre, de grandes variations architecturales suivant les espèces (cf. Blanc, 1978). La différence essentielle tient au fait que la majorité des espèces des *Araceæ* ne sont pas ramifiées d'un point de vue physionomique, leurs tiges étant orthotropes et sympodiales. Cependant, quelques *Araceæ* présentent des tiges latérales plagiotropes (genres *Pothos* et *Heteropsis*) issues d'une tige principale orthotrope comme chez les *Piper* ; mais ces *Araceæ* sont les seules de la famille à présenter une floraison latérale sur ces branches plagiotropes qui sont alors monopodiales et donc édifiées de façon tout à fait différente des branches latérales des *Piper*. Seul *Sarcorhachis*, qui présente à la fois des inflorescences axillaires et terminales sur les branches latérales, rappelle certains *Pothos* (comme *Pothos loureirii* Hook. & Arn.). Par ailleurs, l'article monophylle, qui existe chez les *Piper* et chez les *Araceæ* est, en fait, fondamentalement différent puisque les méristèmes axillaires sont mis en place par un fonctionnement du méristème apical très différent dans les deux cas (cf. Blanc & Andraos, 1982). La présence de flagelles chez des *Piper* lianescents, comparables à ceux rencontrés chez de nombreuses *Araceæ* semble davantage refléter une adaptation au port lianescent en forêt humide qu'une relation phylogénique, car les flagelles, bien qu'apparemment rares, existent dans d'autres familles comme les *Pandanaceæ* (chez *Freycinetia*, cf. Blanc, 1980). Les formes juvéniles à feuilles plaquées au support vertical sont tout à fait comparables chez les *Piper* et chez les *Araceæ* qui présentent ce mode de croissance. Les *Piper*, par leur ségrégation nette entre tronc orthotrope monopodial et branches plagiotropes sympodiales, par le modèle architectural de Petit qui les caractérise (modèle absent des Monocotylédones, cf. Castro dos Santos, 1981), par leur forte tendance à la réitération adaptative, présentent des caractères typiquement dicotylédoniens, mais nous avons vu que ces caractères pouvaient être interprétés comme récemment acquis. Les caractères monocotylédoniens sont cependant nombreux : système vasculaire composé de plusieurs cercles concentriques de faisceaux médullaires, préfeuille unique, appareil floral ressemblant à celui des *Araceæ*, pollen uniaperturé... Il est vraisemblable que des recherches en anatomie, aussi bien chez les espèces arbustives que lianescentes, dans les stades jeunes et âgés, apporteront des indications précieuses sur les relations phylogéniques des *Piperales*.

BIBLIOGRAPHIE

BALFOUR, E., 1957. — The development of the vascular systems of Macropiper excelsum Forst. I. The embryo and seedling. *Phytomorphology* 7 : 354-364.

BALFOUR, E., 1958. — The development of the vascular systems of Macropiper excelsum Forst. II. The mature stem. *Phytomorphology* 8 : 224-233.

BLANC, P., 1978. — *Aspects de la ramification chez des Aracées tropicales*. Thèse de 3e Cycle, Université Paris VI, 83 p. (multigraph.).

BLANC, P., 1980. — Observations sur les flagelles des Araceæ. *Adansonia*, ser. 2, 20 (3) : 325-338.

BLANC, P. & ANDRAOS, K., 1982. — Étude microscopique des phénomènes de ramification chez Piper unguiculatum Ruiz & Pav. (Piperaceæ). *Rev. gén. Bot.* 89 : 193-211.

BURGER, W. C., 1972. — Evolutionary trends in the Central American Species of Piper (Piperaceæ). *Brittonia* 24 : 356-362.

BURGER, W. C., 1977. — The Piperales and the Monocots. Alternate hypotheses for the origin of Monocotyledonous flowers. *The Botanical Review* 43 : 345-393.

CANDOLLE, C. de, 1866. — Mémoire sur la famille des Pipéracées. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève* 18 (2) : 1-32.

CASTRO DOS SANTOS, A., 1981. — *L'appareil végétatif des Monocotylédones. Un essai de synthèse.* Thèse 3e Cycle, Montpellier, 249 p. (polycopiée).

CREMERS, G., 1974. — Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. 2. *Candollea* 29 : 57-110.

EMBERGER, L., 1960. — *Les Végétaux vasculaires*. Tome II, *in* CHADEFAUD, M. & EMBERGER, L. *Traité de Botanique systématique*. Masson édit., Paris.

HALLÉ, F. & OLDEMAN, R. A. A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson édit., Paris, 178 p.

HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B., 1978. — *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer édit., 441 p.

HILL, A. W., 1906. — The morphology and seedling structure of the geophilous species of Peperomia, together with some views on the origin of Monocotyledons. *Ann. Bot.* 20 : 395-425.

MADISON, M., 1977. — Vascular epiphytes : their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2 : 1-13.

MAISTRE, J., 1964. — Les Plantes à épices. *Techniques agricoles et productions tropicales* 3 : 125-273.

MAJUMDAR, G. P. & PAL, P., 1961. — Developmental studies : VI. The morphology of the so-called stipule of Piper (Piperaceæ) from a comparative ontogenetical study of this structure in Piper betle, P. longum, P. nigrum, P. ornatum and two other species of Piper and the morphology of the leaf-sheath of Scindapsus officinalis (Araceæ). *Proc. Natnl. Inst. Sc. India*, Pt. B, Biol. Sc., 27 : 26-39.

MANGENOT, G., 1973. — Données élémentaires sur l'angiospermie. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, 6 (1), 233 p.

NOZERAN, R., 1955. — Contribution à l'étude de quelques structures florales. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, sér. 11, 16 : 1-224.

PLUSZCEWSKI, E., 1885. — *Étude de la famille des Pipéracées au point de vue de la morphologie et de l'anatomie comparée*. Thèse de Pharmacie, École Supérieure de Pharmacie de Paris, 77 p. (multigraph.).

Ridley, H. N., 1924. — *Piperaceæ*, in *The Flora of the Malay peninsula*. Vol. III, 25-51, London.

Rousseau, D., 1927. — Contribution à l'anatomie comparée des Pipéracées. *Mém. Acad. Roy. Sc. Belgique*, Cl. Sc. 8e, 2 (9) : 1-45.

Smith, A. C., 1975. — The genus Macropiper (Piperaceæ). *Bot. J. Linn. Soc.* 71 : 1-38.

Tomlinson, P. B., 1979. — Juvénilité et néoténie chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 126 (3) : 227-232.

Torquebiau, E., 1981. — *Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique.* Thèse de 3e Cycle, Montpellier, 185 p. (multigraph.).

Willis, J. C., 1973. — *A dictionary of the flowering plants and ferns.* 8e édition, révisée par Airy-Shaw, H. K., Cambridge University Press.

Remerciements : Les auteurs remercient D. Boleïs pour l'aide apportée à la réalisation finale des illustrations.